Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die Stellung der Fruchtsäcke bei den geocalyceen Jungermannien.

Von dem c. M. **H. Leitgeb.**

(Mit 2 Holzschnitten.)

Die Untersuchungen über die Anlage der Archegonstände bei den Jungermannien hatten ergeben, dass dieselben im Sprossscheitel angelegt werden, und dass, wo immer an älteren Stammtheilen, junge Archegone gefunden werden, sie überall Erzeugnisse eines Seitensprosses sind. In soweit stimmen alle Jungermannien (ja alle Lebermoose) überein. In Bezug auf das weitere Verhalten des archegonbildenden Scheitels zeigen sich aber wesentliche Unterschiede. Bei der einen Gruppe wird der Scheitel bei Bildung der weiblichen Inflorescenz — durch Einbeziehung der Scheitelzelle in die Archegonbildung — aufgebraucht, die daher ausnahmslos die Spitze des Geschlechtsprocesses einnimmt, während bei der anderen Gruppe das Scheitelwachsthum bei der Archegonbildung wenigstens nicht directe gestört wird. Ersteres fand ich ausnahmslos bei allen den foliosen Jungermannien zugezählten Formen mit Ausnahme von *Haplomitrium*, letzteres bei den frondosen inclusive der beblätterten *Fossombronia*, *Haplomitrium* etc. Ich fasste daher die den ersten Typus zeigenden Formen, die, wie es mir schien, einen natürlichen Entwicklungskreis darstellen, als akrogyne in eine Gruppe zusammen, und stellte ihnen die des zweiten Typus als anakrogyne gegenüber.

Wie nun in der Jungermannienreihe der Fortschritt von einfacheren zu höher organisirten Formen auch in dem Vorrücken der Anlage der weiblichen Organe nach der Sprossspitze hin zum Ausdrucke gelangt, so finden wir ganz in gleicher Weise diese „akropetale Entwicklungsbewegung“ auch in der Marchantiaceenreihe, wo wir von den dorsalgestellten Früchten der Ricciceen

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

durch die Corsinien und Operculaten endlich zu den Marchantien gelangen, wo zahlreiche Scheitel eines ganzen Verzweigungssystems bei Bildung der Archegonstände aufgebraucht werden.

Ganz etwas Ähnliches beobachten wir bezüglich der männlichen Organe: In der Marchantiaceenreihe gelangen auch diese aus der dorsalen in die Scheitelstellung, während in der Jungermannienreihe die letztere noch nicht erreicht worden zu sein scheint.

Noch weiter vorgeschritten erscheint diese acropetale Entwicklungsbewegung bei den Laubmoosen, wo, soweit bis jetzt bekannt, ausnahmslos schon das erste Archegon jedes Standes aus der Scheitelzelle hervorgeht, und wo auch die Antheridien häufig die Scheitelzelle erreicht haben.[1]

Es ist mir bei meinen über eine grosse Zahl von Jungermannienformen ausgedehnten Untersuchungen nicht eine einzige Ausnahme von der oben ausgesprochenen Regel vorgekommen. In allen Fällen liess sich die Anlage eines Archegonstandes an von der Stengelspitze entfernt liegenden Stellen auf einen intercalar gebildeten Seitenspross zurückführen und überall bildete jener den Abschluss des Geschlechtssprosses.

Dass die an der Ventralseite der Stämmchen und in der Achsel der Unterblätter entspringenden Fruchtsäcke der Gattungen *Calypogeia*, *Geocalyx* und *Sarcogyna* ebenfalls als metamorphosirte Seitenäste zu deuten sind, wurde schon früher und namentlich von Gottsche in seinen ausgezeichneten Untersuchungen über diese Pflanzengruppe[2] ausgesprochen, und auch von mir durch weiterer Beobachtungen entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen.[3]

Nun finden wir aber in der Familie der *Geocalyceae* einige Gattungen, welche die Fruchtsäcke nicht ventral inserirt haben,

---

[1] Untersuchungen über die Lebermoose. Heft II, pag. 44 u. 52, Heft III, pag. 2, Heft IV, pag. 20.

[2] Über die Fructification der Jung. Geocalycae in N. A. XXI 2.

[3] Untersuchungen .... Heft II, pag. 34, Taf. V, Fig. 18.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

sondern wo dieselben entweder an der Spitze eines Sprosses stehen, oder wo die Mündung des Fruchtrohres an der Dorsalseite des Stengels liegt. Es waren diese Gattungen und nicht allein in Bezug auf diese Verhältnisse bis vor Kurzem nur sehr unvollständig gekannt, und wieder erhielten wir erst durch Gottsche's genaue Untersuchungen[1] über viele noch dunkle Punkte die so erwünschten Aufklärungen.

Die merkwürdigsten Verhältnisse zeigt jedenfalls *Gongylanthus ericetorum* Nees (*Calypogeia ericetorum* Raddi): Die Archegongruppe befindet sich auf der Oberseite des Stengels zwischen den beiden Blattreihen. Nach der Befruchtung senkt sich dieselbe und treibt die untere Seite des Stengels bucklig hervor, dieser Buckel verlängert sich mehr und mehr und bildet ein langes cylindrisches Rohr, in dessem Grunde die Archegone sich befinden, und dessen Mündung an der Dorsalseite des Stengels liegt. Durch diese Mündung tritt dann auch die Kapsel, also „mitten im Stamme zwischen den beiden seitlichen Blattreihen" hervor.

Soweit die Angaben Gottsche's, die durchaus den thatsächlichen Verhältnissen entsprechen. Genauer spricht sich dieser Forscher über die Stellung des Blüthenlagers am Stämmchen nicht aus, doch will ich nicht unerwähnt lassen, dass er der Angabe Lindberg's[2]: „Vera Calypogeia Raddi est acrogama", beistimmend Erwähnung macht.

Dr. Gottsche war so freundlich, mir vor kurzem einen Rasen dieser Pflanze und einige frei präparirte Stämmchen zur Untersuchung zuzusenden. Das Material stammt aus Madeira, wo es Herr Apotheker Fritze aus Rybnik gesammelt hatte.

Die weiblichen Pflänzchen zeigten sich als im vorgerücktem Blüthenstadium befindlich; denn die (bis 9) Archegone eines Standes waren theils abgestorben, theils noch ungeöffnet, theils erst halberwachsen. Eine Fruchtanlage habe ich nirgends auffinden können. Die Archegonstände waren ausnahmslos in einem Gabelungswinkel des Stämmchens gelegen, und es mögen

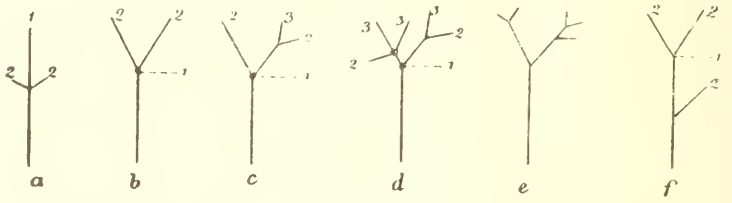
[1] Neuere Untersuchungen über die Jung. Geocalyceae in Abhandl. des naturwiss. Vereines in Hamburg 1880.

[2] Hepaticae in Hibernia lectae in Act. Soc. sco. fenn. X 1875.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

beistehende Verzweigungsschemata einige der zur Beobachtung gelangten Stellungs- und Verzweigungsverhältnisse illustriren. Auf

Fig. 1.



Verzweigungsschemen für sterile (*b*, *c*) und weibliche Sprosse. Die ° bezeichnen die Lage der ♀ Blüthenstände.

das letzte Paar normal entwickelter Stengelblätter (vergl. beistehenden Grundriss Bl. *st*) mit — entsprechend der unterschlächtigen Blattdeckung — schief nach ab- und vorwärts gerichteten Insertionen folgte nun das erste Paar Involucralblätter (*i*) mit unter sich und der Längsachse des Stengels nahezu parallelen Insertionen, die somit von der Mittellinie der Dorsalseite aus gerade nach dem Vorderrande der Gabelung verliefen. Innerhalb dieses Paares und genau in opponirter Stellung war ein zweites Paar kleinerer Involucralblätter vorhanden, welche am Rande einer grubenförmigen Einsenkung inserirt waren, in derem Grunde die Archegongruppe sich befand. Der grubenförmigen Einsenkung entsprach an der Ventralseite eine buckelförmige Hervortreibung. Beiderseits zwischen den normalen Stengelblättern des obersten Paares und den äusseren Involucralblättern zweigten die Gabelzweige ab, die immer schon mit mehreren Blattpaaren besetzt, öfters selbst mehrere Millimeter lang waren. Die Archegongruppe hatte eine sehr kleine Insertionsfläche und fand sich ein paar Mal selbst am Scheitel eines stielförmigen aus dem Grunde der Grube emporragenden Höckers. Der Querschnitt durch die Insertion der Archegongruppe zeigte mir einmal mit aller Deutlichkeit jene Gruppirung der Archegone, wie sie auch bei den übrigen akrogynen

Fig. 2.

Grundriss des Stämmchens *b* der Fig. 1.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Jungermannien vorkommt,[1] ja ich konnte selbst die Grenzen der 3-reihig orientirten Segmente erkennen.

Es zeigt uns dies ganz unwiderleglich, dass auch hier der Archegonstand den Abschluss einer Sprossaxe bildet, dessen Scheitel eben bei der Bildung jenes aufgebraucht wurde. Es zeigt uns aber ferner die Stellung des Standes im Gabelungswinkel und der unmittelbare Übergang der obersten Stengelblätter in die Involucralblätter unter Beibehaltung der Stellung, dass der fertil gewordene Scheitel das Ende der das Fussstück der beiden Gabelzweige bildenden Sprossaxe darstellt. Die beiden Gabelzweige sind somit Seitenaxen der mit dem Archegonstande abschliessenden Hauptaxe, und ihre zwischen den Seitenblättern an den Seiten des Stengels und nicht an dessen Ventralseite gelegenen Insertionen, ihre weit vorgeschrittene Ausbildung im Vergleiche mit dem noch unentwickelte Archegone zeigenden Scheitel ihrer Mutteraxe, der directe Übergang des Gewebes aus dem gemeinsamen Fussstücke auf die beiden Gabelzweige, alle diese Thatsachen zeigen, dass sie durch Endverzweigung und nicht durch intercalare (und ventrale) Auszweigung entstanden sind. Für diese Deutung spricht auch der Umstand, dass ventrale Auszweigung bei dieser Pflanze überhaupt nie — auch nicht an sterilen Individuen — beobachtet wird, während wiederholt gegabelte[2] Stämmchen gar nicht selten vorkommen und ich selbst den Fall beobachtete, wo die monopodial entwickelte Hauptaxe rechts und links und in gleicher Höhe zwei Seitenaxen trug (Schema *a*). Ich kann ferner aus der Beobachtung einiger steriler Scheitel mit eben gebildeten Zweiganlagen mit aller Bestimmtheit angeben, dass hier die Endverzweigung wie bei *Mastigobryum*, *Calypogeia* (selten)

[1] Vergleiche: Untersuchungen .... Heft II, Taf. IX.

[2] Bei Gabelungen können die Gabelzweige Seitensprosse gleicher Ordnung sein, wenn der Hauptspross mit einer Blüthe abschliesst, und somit unkenntlich wird, wie im Schema *b* und *c*. Aber auch sterile Pflänzchen sind öfters gabelig verzweigt (Schema *e* und eine Secundäraxe im Schema *d*). Hier sind die Gabelzweige ungleichwerthig, der eine ist die Fortsetzung des (relativen) Hauptsprosses, der andere dessen Seitenspross; eine Ausbildung des Verzweigungssystemes, wie es ja auch bei Mastigobryum (bot. Zeitg. 1871, pag. 565) und Trichocolea (Untersuchungen Heft II, pag. 61) häufig beobachtet wird.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

und vielen Jungermannien vor sich geht, also nach der von mir gebrauchten Terminologie als „Endverzweigung aus der Segmenthälfte“ bezeichnet werden muss.

In Zusammenfassung des bis nun Mitgetheilten ergibt sich für die Deutung der Stellung der Frucht bei *Gongylanthus* Folgendes:

Im Gegensatze zu den übrigen europäischen Geocalyceen werden hier die Archegonstände im Scheitel oberirdischer normal beblätterter Sprosse angelegt. Der Anlage des Blüthenstandes geht ausnahmslos die Anlage von Seitenzweigen voraus, deren rasche und frühe Entwicklung es mit sich bringt, dass ihre Insertion mit dem sich einsenkenden und an der Ventralseite höckerförmig hervortretenden Blüthenboden vollkommen verschmelzen, was zur Folge hat, dass dieser ganz an die Dorsalseite des Sprosses und vom Rande der Gabelung abgerückt wird. Es ist diese Verschiebung nicht als ein nur bei Geschlechtssprossen eintretender Wachsthumsvorgang zu betrachten, sondern eine nothwendige Folge der früheren Entwicklung der Seitenzweige und der auch dem sterilen Scheitel eigenen Hyponastie, welche in Folge der Anlage des Archegonstandes und des unterbleibenden Längenwachsthumes später nicht ausgeglichen sondern fixirt wird. Der Scheitel einer sterilen Sprossaxe, der nach Anlage zweier sich continuirlich entwickelnden Seitenäste absterben würde, müsste ganz in gleicher Weise auf die Dorsalseite des Fussstückes verschoben erscheinen.

Das Auftreten der Blüthenstände an oberirdischen Stämmchen wird uns erklärlich, wenn wir bedenken, dass *Gongylanthus* der Fähigkeit ventraler Sprossbildung (es unterbleibt ja sogar die Bildung von Unterblättern) durchaus entbehrt, wogegen *Calypogeia* gerade diese im ausgiebigsten Masse zeigt, während Endverzweigung nur selten eintritt. Es kann uns diese Verschiedenheit bei nahe verwandten Pflanzen nicht Wunder nehmen, da ja ganz etwas Ähnliches auch bei anderen Jungermannien vorkommt. Ich erinnere daran, dass Mastigobryum nicht blos die Geschlechtssprosse sondern auch sterile Äste (Flagellen) sehr reichlich ventral anlegt, während bei *Lepidozia* die ventrale Sprossbildung sich nur auf die Anlage der Geschlechtsäste beschränkt, und die Flagellen durch Endverzweigung gebildet werden; ja dass selbst innerhalb

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

derselben Gattung (z. B. Jungermannnia) ganz ähnliche Verschiedenheiten platzgreifen.

Es macht somit *Gongylanthus* bezüglich der Stellung der weiblichen Blüthenlager von den übrigen akrogynen Jungermannien keine Ausnahme.

Von den übrigen von Gottsche in der genannten Abhandlung besprochenen Pflanzen hatte ich keine zu untersuchen Gelegenheit; aber ich glaube, dass unter Berücksichtigung der bei *Gongylanthus* stattfindenden Wachsthumsvorgänge auf Grundlage der genauen Beschreibungen Gottsche's sich für alle die richtige Deutung der Fruchtstellung geben lässt.

Bei *Podanthe*, *Lethecolea* und *Gymnanthe* ist das Blüthenlager und und somit auch das Fruchtrohr spitzenständig. Hier dürfte die normale Bildung der Seitensprosse vor Anlage der weiblichen Blüthenlager unterbleiben. Aber bei *Lethecolea* fand Gottsche einmal „vor dem Fruchtrohre unter den Floralblättern eine Innovation entspringen". Ob hier der Seitenspross durch Endverzweigung gebildet wird (was ich für wahrscheinlich halte) oder auf ventrale Sprossbildung zurückzuführen ist, wage ich nicht zu entscheiden.

Bei *Lindigia* wird es sich in der Regel so wie bei *Gongylanthus* verhalten; aber nach Gottsche scheint die Zweigbildung auch unterbleiben zu können; vielleicht dass öfters auch nur ein Seitenzweig angelegt wird. *Marsupidium* dagegen dürfte sich diesbezüglich an *Calypogeia* und Verwandte anschliessen, und die Geschlechtssprosse an der Ventralseite intercalar anlegen.